

NOTES SUR L'ÉCOLOGIE DES SERPENTS DU CAMBODGE

par

H. SAINT GIRONS et P. PFEFFER

Laboratoire d'Évolution des Êtres organisés, Faculté des Sciences, Paris et
Museum National d'Histoire Naturelle, Paris

Avec deux figures dans le texte

L'écologie des Serpents des régions intertropicales a fait l'objet de nombreuses observations dispersées, souvent rassemblées dans des faunes régionales. Pour l'Asie du Sud-Est, on peut citer les livres de de Rooij (1917), Wall (1921), Pope (1935), Bourret (1936), Smith (1943), Taylor (1965) et Deuve (1970), ainsi que les travaux de Brongersma (1934, 1958), Kopstein (1938), de Haas (1941) et Bergman (1950 à 1962). Au moins en ce qui concerne les espèces communes, on connaît assez bien le milieu où elles vivent et, à un moindre degré, leur régime et les grands traits de la reproduction. Mais il existe peu de données cohérentes sur le cycle annuel d'activité et d'éventuelles modifications saisonnières de la structure des populations. Aussi, ayant récolté de nombreux Serpents au Cambodge à l'occasion d'un travail sur le cycle sexuel et l'évolution de la fonction venimeuse, pensons-nous utile d'exploiter ce matériel, ainsi que les observations faites sur le terrain.

Ce travail n'a été possible que grâce à l'appui et souvent l'aide directe des autorités cambodgiennes, d'organismes scientifiques et de personnalités khmères ou françaises. Aussi sommes-nous heureux de l'occasion qui s'offre d'exprimer notre gratitude à tous ceux qui nous ont accueillis et qui ont facilité notre tâche à des titres divers et notamment :

Le Dr. Y. Gouéffon, Directeur de l'Institut Pasteur de Phnom-Penh et ses collaborateurs, en particulier les Drs. Klein et Audebaud.

M. Chuon Saudi, Ministre de l'Agriculture et M. Ou Kim Sam, Chef de Cabinet au même Ministère et Inspecteur des Chasses.

M. Tan Kim Huon, Directeur des Eaux et Forêts du Cambodge, son successeur M. Suon Kaseth, MM. Khut Knoem, Contrôleur principal de la Province de Siem-Réap et Leang Seam Huot, Chef du District de Snoul.

M. Galabru, Directeur de la Mission française d'aide économique et technique, M. Scherer, Directeur-adjoint, et M. l'Ingénieur G. Costaz qui fut plus d'une fois l'agréable et compétent compagnon de nos expéditions dans la forêt cambodgienne.

Enfin M. P. Tixier, Professeur à la Faculté des Sciences de Phnom-Penh, ainsi que MM. Boulbet et Bizot de l'Ecole française d'Extrême-Orient (Conservation d'Angkor) qui, par leur connaissance de la flore, des peuples et de la nature des pays de la Péninsule Indochinoise, nous furent à maintes reprises d'un secours inestimable.

MATERIEL ET TECHNIQUES

L'étude porte sur 576 Serpents, appartenant à 37 espèces, capturés au cours de trois missions. Celles-ci, financées par le Centre National de la Recherche Scientifique, ont eu lieu en janvier-février 1968 (Pfeffer & Saint Girons), de mai à août 1969 (Pfeffer) et en octobre-novembre 1969 (Saint Girons).



Fig. 1. Carte du Cambodge.

Dans un premier temps, nous avons exploré différentes régions du Cambodge, puis nous nous sommes consacrés plus particulièrement aux localités les plus favorables, c'est à dire celles où nous trouvions, à la fois, de nombreux Serpents d'espèces diverses et les pourvoyeurs nécessaires à une récolte abondante. Notre matériel comprend 10 Serpents de Tuk-Sap (jan-

vier), 14 de Kirirom (janvier), 57 d'Angkor (février et mai) et 488 de Trapeang-Chan (février, juin, août, octobre et novembre). Enfin, en novembre, 5 spécimens ont été capturés aux environs de Phnom-Penh et 2 *Agkistrodon rhodostoma* dans la plantation Krek (voir la carte). La première localité correspond à une forêt hygrophile primaire en cours de défrichement, la seconde à une forêt d'altitude (entre 500 et 1200 m.), les trois suivantes à la plaine centrale, partiellement inondée ou irriguée en saison des pluies, Trapeang-Chan étant plus proche du Grand Lac qu'Angkor.

Bien entendu, les récoltes ne peuvent en aucune façon donner une image exacte de la structure réelle des populations de Serpents, tant en ce qui concerne la proportion des différentes espèces que les classes d'âge ou le sexe. Les animaux étant payés à la pièce, nos pourvoyeurs avaient évidemment tendance à travailler dans les biotopes les plus favorables et à rechercher les espèces les plus abondantes. Toutefois, l'élévation considérable de la prime pour certains Serpents que nous jugions rares n'a jamais donné de résultat. Dans bien des cas d'ailleurs, pêcheurs ou paysans nous signalaient à l'avance que telle ou telle espèce que nous désirions était toujours rare, ou bien introuvable à telle saison. En outre, vues les différences d'âge, de sexe et de profession de nos pourvoyeurs, les méthodes de chasse et les emplacements prospectés étaient, nous avons pu nous en assurer, très variés. Enfin, nous nous sommes livrés à de nombreuses chasses de nuit, seul moment où nous pouvions nous absenter. Nous admettons donc, à titre d'hypothèse de travail: 1) que pour un même mode de vie, l'abondance relative des différentes espèces correspond grossièrement à la réalité, 2) que pour une même espèce, les variations d'abondance aux différentes saisons ne sont pas dues à des modifications des méthodes de chasse, mais à un changement du mode de vie ou de la structure des populations du Serpent considéré.

Il va de soi que les résultats obtenus aux différentes saisons, pour être comparables, doivent porter sur un nombre de journées-chasseur du même ordre de grandeur. C'est effectivement le cas pour l'hiver (janvier-février), le printemps (mai-juin) et l'automne (octobre-novembre). Toutefois, en été, il n'y eut qu'un seul séjour, au mois d'août. Aussi, pour tenir compte de ce fait et ne pas fausser l'interprétation dans le tableau 2 et le paragraphe correspondant consacré aux variations saisonnières de l'abondance apparente, le nombre des Serpents capturés en août a-t-il été multiplié par deux et placé entre parenthèses. Mais, bien entendu, dans tous les autres paragraphes, seuls les chiffres réels sont pris en considération.

Pour la plupart, les Serpents capturés ont été tués par inhalation prolongée de chloroforme, puis mesurés et autopsiés. Les résultats détaillés de l'étude histologique du tractus génital ont été donnés dans un autre travail (Saint

Girons & Pfeffer, 1971). Toutefois, beaucoup de nouveau-nés et quelques adultes en surnombre, appartenant à des espèces communes, ont été gardés en captivité, puis relâchés à la fin de chaque séjour ; dans ce cas, seuls les adultes ont été mesurés, avec l'imprécision que représente cette opération sur un animal vivant. Ajoutons que nous avons systématiquement refusé d'acheter des Pythons, déjà trop rares et en outre d'un prix élevé.

Le climat du Cambodge, de type tropical de mousson, est essentiellement caractérisé par des pluies d'été et une saison sèche d'hiver (décembre à avril). En conséquence, le maximum thermique se situe au printemps. La fig. 2 rend suffisamment compte de ces particularités pour qu'il ne soit pas nécessaire de s'y étendre. Signalons cependant qu'en 1969 les pluies, particulièrement tardives, n'ont commencé qu'au début de juin. Par ailleurs, sur les côtes du golfe de Siam, la saison sèche est très peu accentuée.

RESULTATS

Habitat et mode de vie des Serpents du Cambodge

Dans les régions que nous avons étudiées, la faune des Serpents est remarquablement homogène. A l'exception des espèces aquatiques et semi-aquatiques, naturellement localisées aux cours d'eau ou aux zones inondables et irriguées, nous avons pratiquement trouvé les mêmes espèces partout, aussi bien dans les haies bordant les jardins et les rizières que dans les taillis, les

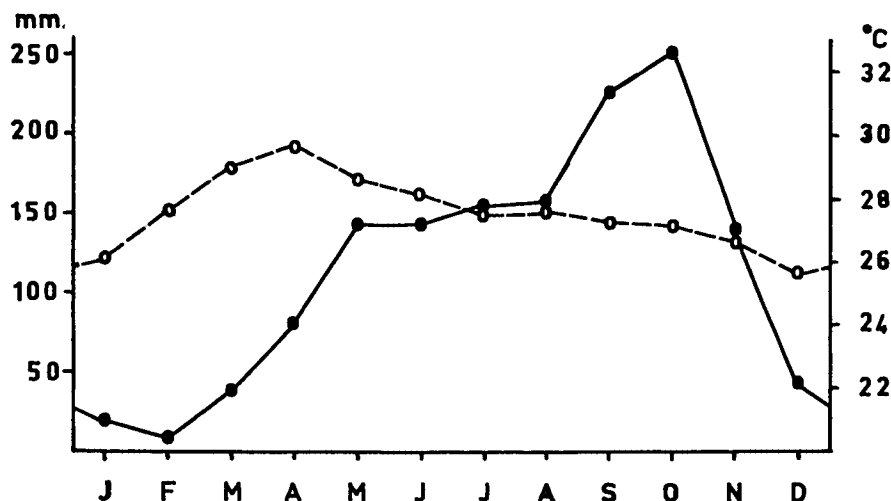


Fig. 2. Diagramme du climat du Cambodge (Phnom-Penh, sur 44 ans, d'après le Service météorologique du Cambodge). En abscisses : temps en mois. En ordonnées : hauteur moyenne des précipitations, en mm (●) et température moyenne de l'air, sous abri, en °C (o).

forêts secondaires plus ou moins dégradées et les lambeaux de forêts primaires. La seule exception que nous ayons personnellement constatée concerne *Agkistrodon rhodostoma* (Boie, 1827), localisé aux terrains de plaine plus ou moins secs, notamment les terres rouges convenant aux plantations d'Hévéas; nous en avons trouvés à Tuk-Sap et dans la plantation Krek où nous nous sommes rendus pour cela, mais l'espèce semble absente de la plaine centrale. L'étude des données bibliographiques et de la collection de Serpents de l'Institut Pasteur de Phnom-Penh (voir Saint Girons, 1972), confirme dans l'ensemble cette notion d'homogénéité de la faune dans tout le pays. Il existe cependant 3 espèces qu'on trouve uniquement en montagne (*Amphiesma modesta* (Günther, 1875), *Rhabdophis chrysargus* (Schlegel, 1837) et *Trimeresurus monticola* Günther, 1864) et quelques Serpents dont la localisation géographique est actuellement inexplicable par des raisons écologiques, par exemple *Vipera russelli* (Shaw, 1797) dont le seul exemplaire connu a été capturé en plaine près de la frontière thaïlandaise (voir à ce sujet Brongersma, 1958).

Ceci ne signifie nullement que les Serpents du Cambodge aient un mode de vie uniforme. De ce point de vue, nous avons au contraire constaté une diversité inconnue dans les pays tempérés. De façon un peu schématique, on peut distinguer :

1 — Les espèces aquatiques.

Le meilleur exemple en est évidemment *Enhydrina schistosa* Daudin, 1803, Serpent marin qui migre régulièrement du Mékong vers le Grand Lac à la suite des Poissons (d'Aubenton, communication personnelle). *Erpeton tentaculatum* Lacépède, 1800, forme d'eau douce, ne vient jamais à terre et est d'ailleurs presque incapable de s'y déplacer, mais s'aventure dans les zones largement inondées ou le cours inférieur des rivières débouchant dans le Grand Lac. Deux autres Homalopsinae, *Enhydris innominata longicauda* (Bourret, 1934) et *Enhydris jagori* (Peters, 1863), bien que moins strictement aquatiques, sont également inféodés aux plans d'eau assez vastes. On pourrait ajouter à cette liste les Acrochordidae, formes d'eau saumâtre mais dont l'une au moins, *Acrochordus granulatus* (Schneider, 1799), a été capturée dans le Tonlé-Sap, entre Phnom-Penh et le Grand Lac. Tous ces Serpents sont strictement piscivores.

2 — Les espèces semi-aquatiques.

Contrairement aux précédentes, ces espèces fréquentent principalement la zone de contact entre la terre et l'eau, où elles occupent d'ailleurs des niches écologiques différentes. Tout en passant une partie de leur temps

dans des anfractuosités des berges, *Enhydris bocourti* (Jan, 1865) et *Homalopsis buccata* (Linnaeus, 1758) chassent surtout dans l'eau libre; on les trouve aux bords des lacs et des fleuves, dans les rivières, grands réservoirs, etc. . *Enhydris enhydris* (Schneider, 1799) est un hôte des rizières en saison des pluies, des ruisseaux et marais persistants en saison sèche, alors que *Enhydris plumbea* (Boie, 1827) passe cette période sur la terre ferme. Le comportement de *Xenochrophis piscator* (Schneider, 1799) est intermédiaire entre celui de ces deux dernières espèces, les femelles ayant tendance à se concentrer dans les ruisseaux et les mares résiduelles en saison sèche, alors qu'à cette période les mâles gagnent fréquemment les forêts et les taillis proches. A l'exception de *Enhydris plumbea* qui se nourrit principalement d'Amphibiens, sous n'avons jamais trouvé que des Poissons dans l'estomac des Serpents semi-aquatiques autopsiés au Cambodge. Toutefois, d'après la littérature, *Enhydris enhydris* et *Xenochrophis piscator* absorbent éventuellement des Amphibiens et même des Lézards.

3 — Les espèces terrestres.

Parmi les 10 espèces qui composent ce groupe, *Amphiesma stolata* (Linnaeus, 1758) et, à un degré légèrement moindre, *Rhabdophis subminiatus* (Schlegel, 1837), sont nettement inféodés au voisinage de l'eau; toutefois, ils n'y chassent pas normalement. Les autres Serpents: *Lycodon laoensis* Günther, 1864, *Lycodon capucinus* Boie, 1827, *Ptyas korros* (Schlegel, 1837), *Ptyas mucosus* (Linnaeus, 1758), *Psammodynastes pulverulentus* (Boie, 1827), *Bungarus fasciatus* (Schneider, 1801) et *Naja naja kaouthia* Lesson, 1831, sont, eux aussi, plus abondants en général dans les lieux humides, en bordure des marais, rizières et ruisseaux; on peut cependant les trouver ailleurs. Le cas de *Agkistrodon rhodostoma* a déjà été évoqué. *Amphiesma* et *Rhabdophis* sont principalement batrachophages, les Lycodons se nourrissent surtout de Scincidae et *Bungarus* marque une nette préférence pour les Serpents. Les autres espèces sont en principe polyphages, mais dans la plaine centrale du Cambodge les Amphibiens représentent la quasi-totalité de leurs proies. Seul *Agkistrodon rhodostoma* a un régime composé principalement, sinon exclusivement, de petits Mammifères.

4 — Les espèces semi-fouisseuses.

Toutes les espèces dites ici „terrestres” et bien des formes semi-aquatiques passent une bonne partie de leur temps dans le sol, sous des souches ou dans des terriers creusés par d'autres animaux. Mais certains Serpents sont nettement plus inféodés au sol. *Oligodon cyclurus* (Cantor, 1839), *Oligodon cinereus* (Günther, 1864) et *Oligodon taeniatus* (Günther, 1891) se conten-

tent de chercher dans la litière superficielle les Invertébrés divers et éventuellement les petits Scincidae qui constituent leur nourriture. *Xenopeltis unicolor* Reinwardt, 1827, peut vraiment fouir le sol, mais chasse le plus souvent en surface, au voisinage des lieux humides généralement. *Cylindrophis rufus* (Schlegel, 1844) et *Calliophis maculiceps* (Günther, 1859) sont véritablement semi-fouisseurs et c'est en général dans le sol qu'on les trouve. Ces trois dernières espèces sont nettement ophiophages, *Cylindrophis* et *Calliophis* de façon presque exclusive, alors que *Xenopeltis* accepte le cas échéant des proies variées.

5 — Les espèces fouisseuses.

Calamaria pavimentata Duméril, Bibron & Duméril, 1854, et plus encore *Typhlops braminus* (Daudin, 1803) et *Typhlops siamensis* Günther, 1864, sont très strictement inféodés à la vie dans le sol et, bien qu'on puisse occasionnellement les trouver en surface, la nuit, l'essentiel de leur existence se passe sous terre. Tous ces petits Serpents se nourrissent exclusivement d'Invertébrés, surtout de Termites. Notre exemplaire de *Typhlops siamensis* en avait l'estomac littéralement bourré.

6 — Les espèces arboricoles.

Tous les Serpents terrestres grimpent occasionnellement dans les haies et les taillis, mais chez certaines espèces, pourtant à peu près dépourvues d'adaptation morphologique, cette tendance est particulièrement développée. *Elaphe radiata* (Schlegel, 1837) représente un type intermédiaire et s'abrite encore dans des terriers au sol, tandis que *Gonyosoma oxycephalum* (Boie, 1827), son proche parent, est déjà franchement arboricole.

D'autres Serpents sont, anatomiquement, plus spécialisés. C'est le cas des minces Couleuvres du type „Serpent-liane”, *Dendrelaphis pictus* Gmelin, 1789, *Dendrelaphis subocularis* (Boulenger, 1888) et surtout *Dryophis nasutus* (Lacépède, 1789) et *Dryophis prasinus* Reinwardt, 1827. Un autre type d'arboricoles est représenté par des espèces au corps plus lourd, parfois aplati latéralement, à grosse tête et queue prenante: *Pareas carinatus* Boie, 1828, *Boiga cyanea* Duméril, Bibron & Duméril, 1854 et *Trimeresurus albolabris* Gray, 1842. Tous ces Serpents vivent surtout dans les basses branches touffues, aussi bien dans les haies que les taillis ou en forêt et ils circulent fréquemment sur le sol. Toutefois, à l'exception partielle de *Trimeresurus albolabris*, ils ont leurs abris dans les arbres et c'est là qu'ils cherchent refuge quand ils sont poursuivis.

Chrysopelea ornata Shaw, 1802, représente à elle seule un type particulier. Si son apparence extérieure ne la distingue guère d'une Couleuvre terrestre classique, les très fortes carènes de ses plaques ventrales et sous-caudales,

ainsi que son aptitude à se laisser tomber de très haut sur le sol en chute ralentie et plus ou moins dirigée, lui permettent d'occuper une niche écologique tout à fait particulière, à savoir le sommet des arbres isolés. C'est même là qu'elle pond, comportement à peu près unique chez les Ophidiens.

Les Serpents arboricoles du Cambodge sont généralement polyphages. Toutefois, les Amphibiens dominent nettement dans le régime de *Dendrelaphis pictus* et *Dryophis prasinus*, alors que *Chrysopelea ornata* se nourrit surtout de Lézards arboricoles (Gekkonidae et Agamidae) et *Boiga cyanea* d'Oiseaux et d'autres Serpents. Sauf chez *Elaphe radiata*, les Mammifères tiennent une place très peu importante dans l'alimentation. Seul, *Pareas carinatus* a un régime spécialisé et se nourrit à peu près exclusivement de Gastéropodes. Il est d'ailleurs anatomiquement adapté à l'opération difficile que représente l'extraction d'un Escargot de sa coquille.

En ne tenant compte que des espèces que nous avons personnellement observées, la faune des Serpents du Cambodge comprend ainsi 8 espèces aquatiques ou semi-aquatiques, 10 espèces terrestres classiques, 9 espèces plus ou moins fouisseuses et 10 espèces arboricoles ou semi-arboricoles. Ces animaux se répartissent dans les différents milieux de façon assez égale et ils y occupent un très grand nombre de niches écologiques. Cependant, il n'existe pas l'équivalent, par exemple, des *Opisthotrophis* du Nord de la Péninsule Indochinoise, qui vivent dans les torrents de montagne.

En ce qui concerne l'alimentation, deux groupes d'animaux tiennent une place prépondérante, les Poissons pour les espèces aquatiques et semi-aquatiques, les Amphibiens pour les autres Serpents, y compris de nombreux arboricoles. Il convient également de signaler le nombre relativement élevé d'espèces ophiophages et, au contraire, le rôle très modeste que jouent les petits Mammifères, contrairement à ce qui se passe dans les pays tempérés.

Abondance relative des différentes espèces et structure apparente des populations

Ainsi que nous l'avons déjà dit, l'abondance relative d'une espèce dans un échantillon dépend à la fois des méthodes de chasse et de son mode de vie. La taille joue aussi un rôle non négligeable; en règle générale, les petites espèces sont beaucoup plus abondantes mais leur biomasse est inférieure à celle des grandes espèces. A titre d'exemple, l'ensemble des *Oligodon* et *Typhlops* récoltés, soit 84 Serpents, ne représentent qu'une faible fraction du poids d'un *Naja* ou d'un *Ptyas* adulte. Le tableau 1 a été dressé en groupant les espèces par mode de vie et, dans la mesure du possible, par taille. Ces deux conditions étant remplies, on constate qu'il existe un certain nombre

TABLEAU I
Composition de l'échantillon

	M	F	I	J	Total		M	F	I	J	Total
Espèces aquatiques ¹⁾						Espèces plus ou moins fousseuses					
<i>Erpeton tentaculatum</i>	7	2	2	0	11	<i>Oligodon cyclurus</i>	0	1	0	0	1
<i>Enhydris innominata</i>	4	10	8	0	22	<i>Oligodon cinereus</i>	1	1	2	0	4
<i>Enhydris jagori</i>	1	6	0	0	7	<i>Oligodon taeniatus</i>	13	18	7	0	38
	—	—	—	—	—	<i>Xenopeltis unicolor</i>	5	10	3	0	18
	12	18	10	0	40	<i>Cylindrophis rufus</i>	2	7	2	1	12
						<i>Calliophis maculiceps</i>	0	1	0	0	1
Espèces semi-aquatiques						<i>Calamaria parvimentata</i>	0	1	2	0	3
<i>Enhydris bocourti</i>	6	11	2	1	20	<i>Typhlops siamensis</i>	0	1	0	0	1
<i>Homalopsis buccata</i>	10	12	2	0	24	<i>Typhlops braminus</i>	—	—	0	0	(37)
<i>Enhydris enhydris</i>	19	26	19	28	92		—	—	—	—	—
<i>Xenochrophis piscator</i>	8	36	10	15	69		21	40	16	1	78 + 37
<i>Enhydris plumbea</i>	4	9	0	0	13						
	—	—	—	—	—						
	47	94	33	44	218						
Espèces terrestres						Espèces plus ou moins arboricoles					
<i>Amphiesma stolata</i>	3	4	0	0	7	<i>Elaphe radiata</i>	1	2	0	3	6
<i>Rhabdophis subminiatus</i>	6	3	0	0	9	<i>Gonyosoma oxycephalum</i>	0	0	0	1	1
<i>Lycodon laoensis</i>	0	2	0	0	2	<i>Dendrelaphis pictus</i>	10	17	2	0	29
<i>Lycodon capucinus</i>	0	1	0	0	1	<i>Dendrelaphis subocularis</i>	0	1	0	0	1
<i>Psammodynastes pulver.</i>	7	13	1	0	21	<i>Dryophis nasutus</i>	2	1	0	0	3
<i>Ptyas korros</i>	12	6	1	2	21	<i>Dryophis prasinus</i>	0	1	0	0	1
<i>Ptyas mucosus</i>	4	5	3	3	15	<i>Pareas carinatus</i>	1	1	0	0	2
<i>Naja naja</i>	2	2	2	3	9	<i>Boiga cyanea</i>	9	12	1	0	22
<i>Bungarus fasciatus</i>	1	4	1	0	6	<i>Trimeresurus albolabris</i>	9	22	4	0	35
<i>Akistrodon rhodostoma</i>	1	1	0	1	3	<i>Chrysopela ornata</i>	1	5	2	1	9
	—	—	—	—	—		—	—	—	—	—
	36	41	8	9	94		33	62	9	5	109
						Total général	149	255	76	59	539 + 37

M = Mâles adultes, F = Femelles adultes, I = Immatures (individus ayant dépassé la moitié de leur développement linéaire entre la naissance et la maturité sexuelle), J = Jeunes (individus n'ayant pas atteint la moitié de leur développement linéaire entre la naissance et la maturité sexuelle). Les *Typhlops punctatus*, tous adultes, n'ayant pas été sexés, n'ont pas été totalisés avec les autres Serpents.

d'espèces d'abondance comparable, par exemple *Enhydris bocourti* et *Homalopsis buccata*, *Enhydris enhydris* et *Xenochrophis piscator*, *Xenopeltis unicolor* et *Cylindrophis rufus*. Inversement, *Psammodynastes pulverulentus* paraît beaucoup plus abondant que les *Lycodon* et la rareté de *Dendrelaphis subocularis* par rapport à *D. pictus* est évidente, tandis que *Naja naja* semble un peu moins fréquent que les *Ptyas*. La proportion des véritables fousseurs

1) Aux espèces aquatiques, il faut ajouter *Enhydrina schistosa*, Serpent marin que nous n'avons pas capturé mais qui est fréquent dans le Grand Lac à certaines saisons et au sujet duquel nous disposons d'intéressantes données inédites de M. d'Aubenton.

a vraisemblablement peu de signification, à l'exception de l'abondance bien connue de *Typhlops braminus*.

Parmi les adultes, le nombre des femelles est très fréquemment supérieur à celui des mâles. La plus forte différence se trouve chez *Xenochrophis piscator* et, dans ce cas, elle est due apparemment à ce que les femelles, qui restent groupées dans les mares et les étangs, se font prendre en grand nombre dans les nasses, alors que les mâles vivent assez dispersés pendant la plus grande partie de l'année. Il n'est même pas certain que le sex-ratio se normaliserait lors de la période d'accouplement (décembre), car à ce moment les mâles se nourrissent sans doute fort peu et il est bien évident que le Poisson pris dans les nasses joue un rôle d'appât. Bien qu'à un moindre degré, la présence d'une majorité de femelles se retrouve chez les autres Serpents semi-aquatiques et sans doute également parce que l'écologie des deux sexes diffère plus ou moins. On peut remarquer que le sex-ratio des espèces terrestres est beaucoup plus égal, alors que les femelles dominent nettement parmi les Serpents semi-fouisseurs et arboricoles. Dans ce dernier cas, il semble que les femelles, souvent plus grandes et plus lourdes, aient tendance à se tenir plus près du sol, ce qui les rend plus vulnérables; cela est particulièrement net pour *Trimeresurus albolabris* dont les femelles gestantes deviennent pratiquement terrestres.

La proportion d'immatures (c'est à dire des individus ayant dépassé la moitié de leur développement linéaire entre la naissance et la maturité sexuelle) est variable d'une espèce à l'autre et assez peu significative. Toutefois, dans l'ensemble, leur nombre est remarquablement faible (76 sur 404 adultes, soit environ 1/5ème), indice caractéristique d'une population qui ne subit pas de renouvellement annuel très important.

La proportion des jeunes (c'est à dire des individus qui n'ont pas atteint la moitié de leur croissance linéaire entre la naissance et la maturité sexuelle, mais dont l'âge varie évidemment d'une espèce à l'autre), est encore plus faible que celle des immatures. La plupart d'entre eux (43 sur 59) proviennent d'ailleurs de deux espèces semi-aquatiques, *Enhydris enhydris* et *Xenochrophis piscator*, et ont été capturés dans des nasses ou des filets peu après la mise-bas. La rareté des jeunes qui échappent à la vue du fait de leur petite taille, est un phénomène que l'on retrouve dans la plupart des collections de Serpents. On peut d'ailleurs remarquer que mis à part le cas particulier des deux Serpents semi-aquatiques, le seul groupe où les jeunes sont relativement bien représentés est celui des Serpents terrestres de grande taille, les *Ptyas* et *Naja naja*, ainsi que *Elaphe radiata* qui n'a que des tendances arboricoles. Inversement, l'absence quasi-totale des jeunes parmi les espèces fouisseuses et les véritables arboricoles mérite d'être soulignée.

Variations saisonnières de l'abondance apparente et cycle annuel des différentes espèces

Le résultat des autopsies et l'étude histologique des organes génitaux démontrent l'existence de plusieurs types de cycles sexuels parmi les Serpents du Cambodge (Saint Girons & Pfeffer, 1971). On peut distinguer des espèces polyoestriennes, toutes ovipares, dont les unes se reproduisent toute l'année (*Ptyas korros*, *Dendrelaphis pictus*, *Oligodon taeniatus* et probablement les *Lycodon*) et les autres seulement pendant la saison des pluies (*Ptyas mucosus*, *Amphiesma stolata*, *Rhabdophis subminiatus*, *Chrysophelea ornata* et probablement *Elaphe radiata*). En réalité, pour ce dernier groupe, ce sont les éclosions qui ont lieu en saison des pluies, ce qui signifie que l'activité sexuelle des adultes commence au printemps, bien avant la fin de la saison sèche. Les autres espèces sont monoestriennes avec, à deux exceptions près, une seule période de reproduction par an, à date fixe. On distingue nettement 3 types de cycles sexuels, l'un à naissances vernales, à la fin de la saison sèche (caractéristique des espèces aquatiques et semi-aquatiques, ainsi que de *Xenopeltis unicolor*), un autre à naissances estivales (*Cylindrophis rufus*, *Naja naja*, *Bungarus fasciatus* et probablement *Calliophis maculiceps*, *Oligodon cinereus* et les *Dryophis*), le troisième à naissances automnales (*Boiga cyanea*, *Trimeresurus albolabris* et *Akistrodon rhodostoma*). Enfin, *Enhydryn enhydryn* avec certitude et probablement aussi *Psammodynastes pulverulentus*, ont deux périodes de reproduction par an, avec des naissances vernales et automnales. Nous n'avons malheureusement pas pu établir le cycle sexuel des Typhlopidae.

Chez les espèces à reproduction saisonnière la spermatogenèse, d'assez longue durée (il s'écoule de 5 à 7 mois entre la multiplication des spermatogonies et l'expulsion des derniers spermatozoïdes), est toujours prénuptiale. La vitellogenèse l'est aussi, sauf chez quelques espèces à naissances vernales (*Naja*, *Bungarus* et peut-être *Calliophis*) qui s'accouplent apparemment en hiver alors que l'ovulation n'a lieu qu'en mai ou juin.

Le tableau 2 donne le nombre des captures aux différentes saisons, en fonction des divers types de cycles sexuels qui viennent d'être définis. Malgré toutes les imperfections des méthodes utilisées, le résultat est extrêmement significatif.

Deux constations se dégagent d'emblée: en premier lieu l'abondance très générale des captures en octobre-novembre, en second lieu leur très grande rareté, dans certains groupes, en hiver et au printemps, c'est à dire pendant la saison sèche. En outre, pour les espèces à reproduction saisonnière, il existe un deuxième maximum, égal ou plus accentué que celui d'octobre-novembre, au moment de la période d'accouplement et jusqu'à

la ponte ou, chez les espèces ovovivipares, jusqu'à la parturition. Les jeunes, inclus dans ce tableau, n'ont une importance quantitative que dans trois cas: en mai-juin pour une espèce semi-aquatique à naissances vernales (*Xenochrophis piscator*), en mai-juin et en octobre-novembre pour la seule espèce semi-aquatique à double période de reproduction (*Enhydris enhydris*).

TABLEAU 2

Variations saisonnières du nombre des captures

	J-F	M-J	A	O-N
Espèces à reproduction continue (terrestres, semi-fouisseuses et arboricoles)	20	18	(20)	47
Espèces à naissances de saison des pluies (terrestres et arboricoles)	6	5	(24)	23
Espèces à naissances vernales (semi-aquatiques et terrestres)	46	46	(22)	40
Espèces à naissances vernales (aquatiques)	0	1	(2)	38
Espèces à naissances estivales (terrestres, semi-fouisseuses et arboricoles)	7	5	0	24
Espèces à naissances automnales (terrestres et arboricoles)	6	9	(30)	31
Espèces à naissances vernales et automnales (semi-aquatiques et terrestres)	25	24	(12)	57
Fouisseurs stricts (<i>Typhlops</i> , <i>Calamaria</i>)	2	2	0	37
Total par saison	112	110	(110)	297

J-F = janvier-février. M-J = mai-juin. A = Août. O-N = octobre-novembre. Les chiffres du mois d'août, placés entre parenthèses, ont été multipliés par 2 pour faciliter la comparaison, puisque la période de capture a été moitié moins longue que pour les autres saisons (voir le chapitre Matériel et Techniques). *Gonyosoma oxycephalum* et *Oligodon cyclurus* n'ont pas été inclus dans ce tableau.

Par ailleurs, quelques anomalies apparentes doivent être discutées. L'absence de Serpents aquatiques dans notre échantillon durant la plus grande partie de l'année s'explique évidemment par des migrations, ces animaux n'atteignant le voisinage de Trapeang-Chan qu'au moment de la crue du Grand Lac (septembre à novembre), bien qu'un spécimen puisse exceptionnellement être capturé à d'autres moments dans la rivière proche, malgré son faible débit de saison sèche. La rareté, en août, des espèces à naissances estivales est au contraire très anormale. Ce groupe étant mal représenté dans notre échantillon et la période de chasse d'août ayant été plus courte que les autres, il semble que seul le hasard puisse être incriminé dans ce cas, car un changement du mode de vie de ces animaux à cette période est invraisemblable. Enfin, l'abondance exceptionnelle de *Typhlops braminus* en

octobre-novembre dépend apparemment de deux facteurs : d'une part, le sol étant littéralement gorgé d'eau à cette période, ils sont repoussés en surface; d'autre part, les capturant sans trop de difficulté dans ces conditions, nos pourvoyeurs ont certainement consacré beaucoup plus de temps que d'habitude au terrassement, après les premiers succès. Rappelons qu'en janvier, malgré l'utilisation d'un bulldozer généreusement prêté par le Gouverneur de Kirirom, nous n'avions pu capturer qu'un seul *Typhlops*.

Ces remarques étant faites et en excluant les espèces strictement aquatiques et fouisseuses, on constate qu'il existe un rapport étroit entre l'abondance apparente des Serpents et leur cycle reproductif. Les espèces qui se trouvent au repos sexuel pendant la saison sèche se raréfient beaucoup à cette période. Parmi les deux groupes répondant à cette définition, à savoir les espèces à reproduction de saison des pluies et les espèces à naissances automnales, il n'y a dans notre échantillon que 26 individus de janvier à juin, contre 108 d'août à novembre. Correction faite, toutes les espèces sont aussi abondantes en août qu'en octobre-novembre. *Trimeresurus albolabris* semble celle qui garde la plus grande activité en saison sèche (12 spécimens, contre 29 en saison des pluies).

Le cycle d'abondance apparente des espèces à naissances vernales est un peu plus complexe. Il existe un maximum de captures en hiver, au moment de l'accouplement et de l'ovulation. En mai et juin, les chiffres élevés sont dus en partie à la présence de nouveau-nés de *Xenochrophis piscator* (16 sur 46 spécimens) car à cette époque *Enhydris bocourti* et *Homalopsis buccata* sont déjà très rares et les mâles notamment ont tous disparu; sans doute ces deux espèces regagnent-elles progressivement le Grand Lac et les rivières d'une certaine importance à la fin de la saison sèche. La présence d'une femelle d'*Homalopsis* encore gestante au début de juin nous fait supposer que cette petite migration a lieu après la parturition, au moins pour les femelles et que les jeunes y participent. Les adultes reviendront au cours de la crue de la deuxième moitié de la saison des pluies et resteront jusqu'au printemps suivant. Les espèces qui ne subissent apparemment aucune migration réelle (*Enhydris plumbea*, *Xenochrophis piscator* et *Xenopeltis unicolor*), encore abondantes en mai-juin, paraissent beaucoup moins actives en août. Le cycle d'abondance des espèces à double période de reproduction s'apparente d'assez près à celui des espèces à naissances vernales, avec un minimum en été; toutefois, il existe un maximum beaucoup plus accentué en octobre-novembre. Les jeunes de *Enhydris enhydris* représentent une part notable des captures en mai-juin (11 sur 24 spécimens) et en octobre-novembre (17 sur 57). Les données concernant *Psammodynastes pulveru-*

lentus sont plus difficilement interprétables, car si nous avons trouvé des femelles en activité sexuelle en hiver, le maximum d'abondance se situe nettement en saison des pluies.

Les espèces à reproduction continue sont actives toute l'année, ce qui était prévisible, mais le maximum de captures d'octobre-novembre pose un problème. Comme il s'agit d'un phénomène assez général, on peut supposer que cette période représente une sorte d'optimum écologique, en raison d'un couvert végétal très développé, de l'abondance des proies et d'une température favorable, plus chaude qu'en hiver mais moins qu'à la fin de la saison sèche. Vraisemblablement, la pluie ne joue qu'un rôle indirect, mais prépondérant, par son action sur les trois facteurs précédemment invoqués.

Maturité sexuelle, fécondité et renouvellement des populations

La taille et le mode de vie des Serpents étudiés varient dans de telles proportions qu'il est tout à fait impossible de grouper l'ensemble de nos données et les différents cas doivent être envisagés successivement.

Il est bien évident que les populations des espèces à reproduction continue ne subissent pas de fluctuation importante au cours de l'année. Sur 43 femelles autopsiées aux différentes saisons, 15 avaient des oeufs dans les oviductes, 5 de gros follicules ovariens, 5 étaient en début de vitellogenèse et 18 au repos sexuel apparent, ce qui indique des pontes assez rapprochées, de l'ordre de 4 à 6 et peut-être plus par femelle et par an. Le nombre d'oeufs par ponte n'est pas très élevé: il varie de 1 à 10 et est en moyenne de 4 chez *Oligodon taeniatus* et *Lycodon laoensis*, de 7 chez *Dendrelaphis pictus* et *Ptyas korros*. La fécondité annuelle d'une femelle serait donc comprise entre 16 et 42 oeufs. Il ne s'agit bien entendu que d'un ordre de grandeur, qui indique toutefois que la fécondité des espèces à reproduction continue n'est pas particulièrement élevée.

Théoriquement, on pourrait distinguer des classes d'âge parmi les espèces polyestriennes à naissances de saison des pluies. En pratique, notre échantillon ne nous le permet guère. *Ptyas mucosus*, *Elaphe radiata* et *Chrysopelea ornata* fournissent 1 jeune en août, 2 en octobre-novembre et 4 en janvier-février, 2 immatures en août et 3 en octobre-novembre. La taille de ces immatures exclut totalement une naissance la même année; ces animaux n'avaient donc pas encore atteint la maturité sexuelle à un âge qui était, au minimum, de 9 à 11 mois. Notons en passant qu'en janvier-février les jeunes représentent les 3/4 des captures, ce qui indique un hivernage nettement plus tardif, ou moins prononcé, que pour les Serpents plus âgés. Tous les spécimens de *Amphiesma stolata* et *Rhabdophis subminiatus* étaient adultes et il n'est pas exclu que les jeunes nés en juin se reproduisent pour

la première fois en été ou en automne de l'année suivante. Sur 17 femelles autopsiées de juin à novembre, 3 avaient des oeufs dans les oviductes, 3 de gros follicules ovariens, 2 étaient en début de vitellogenèse et 9 au repos sexuel apparent. Le nombre des pontes durant la saison de reproduction varie sûrement entre 2 et 5, le chiffre de 3 étant de plus probable. Le nombre d'oeufs par ponte est compris entre 5 et 11, avec une moyenne de 6 chez *Ptyas mucosus*, 7 chez *Amphiesma stolata*, 9 chez *Rhabdophis subminiatus* et 10 (une seule observation) chez *Chrysopelea ornata*. En admettant 3 pontes annuelles, la fécondité de ces espèces serait de l'ordre de 18 à 30 oeufs par an, chiffres assez peu élevés mais guère inférieurs à ceux qui ont été trouvés pour les espèces à reproduction continue.

Les espèces à naissances vernales sont beaucoup mieux représentées dans notre échantillon. Les jeunes de *Xenochrophis piscator* sont nombreux en mai-juin (15), mais en janvier nous avons trouvé un spécimen de *Enhydris bocourti* qui rentrait encore largement dans cette catégorie. Les 17 immatures ont été capturés à toutes les saisons, d'où nous pouvons conclure que le premier accouplement n'a certainement pas lieu avant 18 mois, la spermatogenèse des mâles commençant alors à 14 ou 15 mois. Nous n'avons pas de renseignement personnel sur la fécondité de *Xenochrophis piscator*, toutes les femelles ayant déjà pondu avant le 15 janvier, mais de nombreuses données bibliographiques indiquent un nombre d'oeufs élevé, compris entre 8 et 87, les chiffres de 30 à 40 étant les plus fréquents. Parmi les Homalopsinae, Serpents ovovivipares, le nombre des embryons varie de 6 à 33, avec une moyenne de 10 pour *Enhydris plumbea*, 12 pour *Enhydris bocourti* et 22 pour *Homalopsis buccata*. Une femelle de *Xenopeltis unicolor*, Serpent ovipare comme *Xenochrophis piscator*, était pourvue de 9 grands follicules ovariens.

Les espèces à naissances estivales représentent un groupe hétérogène, puisque *Cylindrophis rufus* et *Oligodon cinereus* s'accouplent au printemps, alors que les Elapidae le font en hiver, longtemps avant l'ovulation. En outre, notre échantillon est particulièrement pauvre. En ce qui concerne *Cylindrophis rufus*, nous avons en octobre-novembre 1 jeune et 2 mâles immatures, ainsi qu'un mâle adulte en début de spermatogenèse. En admettant que les immatures ne présentent qu'un léger retard par rapport à l'adulte et se seraient également reproduits au printemps suivant, le premier accouplement ne peut avoir lieu qu'à 20 mois au plus tôt. Pour *Naja naja*, nous avons déjà signalé le pourcentage important de jeunes et d'immatures (5) par rapport aux adultes (4). Ces Serpents mesurent 250 à 280 mm à la naissance, entre juin et août. Nous avons 1 jeune de 450 mm en juin et 3 autres de 544 à 552 mm en octobre-novembre; il s'agit donc d'animaux

âgés de 1 an à 16 mois. Deux immatures d'octobre-novembre mesuraient respectivement 925 et 1147 mm et le premier, un mâle, n'aurait certainement pas pu s'accoupler l'hiver suivant. Les 4 adultes mesuraient entre 1390 et 1605 mm. Il semble donc que la maturité sexuelle de *Naja naja oxiana* soit tardive, la spermatogenèse des mâles commençant à 2 ans au plus tôt. D'après Bergman (1953) *Cylindrophis rufus*, Serpent ovovivipare, a des portées de 3 à 13 jeunes (moyenne = 7,5). Les autres espèces sont toutes ovipares et le nombre d'oeufs varie de 8 à 23¹⁾ ($m = 15,6$) chez *Naja naja* et de 8 à 11 chez *Bungarus fasciatus* (Bergman, 1962). Pour cette dernière espèce, notre unique femelle gestante avait 5 oeufs dans les oviductes. C'est également le nombre que nous avons trouvé chez *Calliophis maculiceps*. Dans l'ensemble, ces chiffres correspondent à une fécondité assez faible.

Pour les espèces à naissances automnales, en dehors d'un jeune *Agkistrodon rhodostoma* de janvier, nous ne disposons que d'immatures, en petit nombre. En octobre-novembre, les femelles gestantes de *Trimeresurus albolabris* mesuraient de 630 à 930 mm. La taille à la naissance, fin novembre-début décembre, étant de 160 à 200 mm, 3 femelles immatures de janvier-février, mesurant 405 à 508 mm, étaient donc âgées d'un peu plus d'un an, ce qui situe le premier accouplement à 18 ou 19 mois. En ce qui concerne *Boiga cyanea*, la présence d'un mâle immature de 844 mm en octobre-novembre, la taille des adultes variant de 1050 à 1530 mm, conduit aux mêmes conclusions. Pour nos spécimens, le nombre d'embryons varie de 8 à 20 chez *Trimeresurus albolabris* ($m = 13,3$), le nombre d'oeufs par ponte de 9 à 13 ($m = 11$) chez *Boiga cyanea*. D'après Smith (1943) et Bergman (1961), les pontes de *Agkistrodon rhodostoma* sont de 13 à 30 oeufs ($m = 23,5$).

Les deux espèces de Serpents à double période de reproduction posent un problème différent. *Enhydryis enhydryis* est très bien représenté dans notre échantillon et l'abondance des nouveau-nés en mai-juin (11) et en octobre-novembre (10) correspond aux deux périodes de mise-bas. En outre, à l'automne, on distingue encore parfaitement le groupe des jeunes nés au printemps précédent (7) des immatures de taille variable (12). Ce dernier groupe est toutefois hétérogène et, même en tenant compte de 7 immatures capturés à d'autres saisons, il est impossible de dire si le premier accouplement a lieu à 14 mois ou plus tard. L'absence de jeunes et la présence d'un seul immature, en novembre, rendent vaine toute tentative d'interprétation à ce sujet pour *Psammodynastes pulverulentus*. Les 14 femelles gestantes de *Enhydryis enhydryis* avaient de 4 à 15 embryons ($m = 9$) en février et de

1) D'après Wall (1921), une ponte de 45 oeufs aurait été observé par M. Hampton. Toutefois, ce record n'a jamais été égalé, ni même approché.

3 à 15 ($m = 11$) en octobre-novembre, chiffres assez comparables. La fécondité moyenne annuelle est donc de l'ordre de 20 jeunes par femelle. Deux femelles de *Psammodynastes pulverulentus*, autopsiées juste avant l'ovulation, étaient pourvues, respectivement, de 2 et 10 gros follicules ovariens. D'après Wall (1912) le nombre des embryons varie de 3 à 10 pour cette espèce et est en moyenne de 6, ce qui représenterait une fécondité moyenne annuelle de 12 jeunes.

DISCUSSION

En ce qui concerne les milieux fréquentés par les différentes espèces et leur régime, les observations faites au Cambodge n'apportent guère que des données complémentaires à ce qui était déjà connu et soulignent simplement la grande diversité des modes de vie en régions tropicales. Tout au plus peut-on insister sur l'abondance des formes aquatiques et semi-aquatiques, piscivores, principalement représentées par les Homalopsinae et, pour les formes terrestres et arboricoles, sur le rôle prépondérant que jouent les Amphibiens dans l'alimentation.

Plus intéressantes sont les variations saisonnières du nombre des captures, en fonction du mode de vie et du cycle sexuel des espèces considérées.

De toute évidence, l'absence dans notre échantillon des Serpents aquatiques durant la plus grande partie de l'année est due à une véritable migration. Lors de la saison des pluies, le Grand Lac sert de déversoir aux eaux du Mékong et celles-ci, „remontant” le Tonlé Sap, inondent une vaste superficie de la plaine centrale. En saison sèche, au contraire, le courant s'inverse et le Grand Lac se vide partiellement. La Mission Ichthyologique du Museum National d'Histoire Naturelle a bien mis en évidence les migrations de Poissons qui en résultent (d'Aubenton, 1965). Lors de la crue, les Poissons se laissent porter par le courant vers les zones inondées et les premières arrivées massives ont lieu au seuil de Snoc-Trou entre le 19 et le 29 juin. Pendant la décrue, les Poissons regagnent le Mékong par vagues successives, en liaison avec les phases de la lune, de novembre à février. M. d'Aubenton a bien voulu nous faire part de ses observations inédites sur les déplacements concomitants des Serpents. Lors de la crue, ces derniers suivent apparemment les Poissons, sans migration spectaculaire. Lors de la décrue, ils regagnent au contraire le Mékong en bandes nombreuses, les Homalopsinae (principalement *Erpeton tentaculatum*, *Enhydris innominata* et *E. jagorii*, d'après la détermination des quelques captures faites à cette occasion) surtout en novembre, *Enhydrina schistosa* surtout en février. Manifestement, les trois premières espèces n'arrivent aux environs de Trapéang-Chan qu'au maximum d'extension du Grand Lac, en septembre et repartent pour la plupart avant

le mois de janvier, tandis qu'*Enhydrina schistosa*, Serpent en principe marin, ne se risque pas assez profondément dans les zones inondées pour figurer parmi nos captures.

Les espèces semi-aquatiques s'accouplent en hiver dans les petites rivières, ainsi que dans les marais, mares et réservoirs en cours d'assèchement, où les Poissons pullulent. Le très petit nombre de captures de *Enhydris bocourti* et *Homalopsis buccata* de mai à août suggère que ces espèces effectuent également à cette époque une migration, sans doute de faible amplitude, vers le Grand Lac. Il semble que celle-ci ait lieu plus tôt chez les mâles et seulement après la parturition pour les femelles. L'absence de nouveau-nés en mai et juin indiquerait que, dans ce cas, ils suivent les adultes. Ces déplacements sont sans doute moins accentués chez *Homalopsis buccata*; nous avons encore capturé 3 femelles en juin, dont un petit spécimen en fin de gestation (l'ovulation est souvent plus tardive lors de la première reproduction) et d'autre part cette espèce vit jusque dans de petites rivières des basses montagnes (au dessous de Kirirom), fort loin de la plaine centrale inondable. Les autres Serpents semi-aquatiques sont abondants à toutes les époques de l'année dans notre échantillon et n'effectuent sans doute que des déplacements limités, en fonction de l'extension locale des eaux (remplissage des marais et irrigation des rizières). *Enhydris plumbea* et les mâles de *Xenochrophis piscator* mènent même fréquemment une existence terrestre, notamment en saison sèche.

Parmi les Serpents terrestres et arboricoles, certaines espèces disparaissent durant la saison sèche, ou en tout cas se raréfient extrêmement, alors que d'autres restent actives toute l'année. Nous avons vu que ce phénomène est lié au cycle sexuel, sans qu'on puisse dire si celui-ci dépend de l'absence de latence ou inversement. Les nombreux travaux faits à Java, sur un matériel particulièrement abondant, montrent que dans cette région, plus proche de l'équateur et à saison sèche moins accentuée qu'au Cambodge, tous les Serpents polyoestriens ont une reproduction continue, y compris certaines espèces telles que *Ptyas mucosus* et *Rhabdophis subminiatus* qui, dans la zone où nous travaillions, ne pondaient que pendant la saison des pluies; toutefois, le pourcentage des femelles en activité sexuelle et plus encore le nombre des captures diminuent également à Java en saison sèche. A notre avis, plusieurs facteurs déterminent cette moindre activité des Serpents à cette saison. Le couvert végétal diminue dans des proportions considérables et tous les herpétologistes savent combien les Serpents — sauf les espèces des zones désertiques — répugnent à circuler à découvert. D'autre part les Amphibiens, source principale de nourriture, s'enterrent ou se concentrent dans les quelques zones humides qui subsistent. Vraisemblablement les con-

ditions climatiques (absence de pluie, fraîcheur en janvier, chaleur en avril-mai), ne jouent qu'un rôle indirect, comme le prouve d'ailleurs le comportement des Serpents aquatiques. De nombreux auteurs ont tendance à parler d'estivation pour définir ce phénomène. Ce terme, justifié dans certaines régions, est aussi impropre dans le cas présent que celui d'hivernage. En réalité, il s'agit d'une latence de saison sèche et, dans la plupart des régions intertropicales, celle-ci couvre à la fois les mois les plus froids et les plus chauds de l'année. Il est certain que les Serpents qui ne quittent plus leurs abris ne sont pas plongés dans une torpeur quelconque. Ainsi que Wall (1921) l'a clairement démontré pour *Amphiesma stolata*, l'activité sexuelle des espèces polyoestriennes à naissances de saison des pluies commence même avant la fin de la saison sèche. Lorsqu'elles reprennent une vie active, avec les premières pluies de mousson, les femelles ont des oeufs dans les oviductes et certaines ont même déjà pondu.

La rareté des captures en saison sèche d'espèces réellement fouisseuses est due à ce qu'elles vivent beaucoup plus profondément dans le sol à cette époque. C'est un phénomène que nous avons déjà pu constater chez les Amphisbénien du Maroc (Bons & Saint Girons, 1963). Mais nous ignorons s'il s'agit d'une latence réelle, ou d'une simple modification de la strate fréquentée, qui ne retentit ni sur l'alimentation, ni sur la reproduction.

Dans une étude faite en Amérique du Sud, au voisinage de Quito, Oliver (1947) donne un exemple intéressant des variations de l'abondance apparente d'un Serpent arboricole à reproduction continue (*Thalerophis richardi*), dans une région sans véritable saison sèche: 29% des captures ont été faites dans le seul mois de mars. L'auteur conclut que ce phénomène est lié à une pluviosité plus forte à cette époque qui a pour conséquence: 1) l'abondance des Grenouilles arboricoles qui constituent l'essentiel de l'alimentation de ce Serpent, 2) la concentration des animaux dans les zones non inondées.

Récemment, Barbault (1970) a donné les résultats d'une étude quantitative des Serpents dans une savane de Côte d'Ivoire (Lamto). Bien que les techniques utilisées (ramassage de toute la faune de Vertébrés, par des équipes spécialisées, sur des carrés de 400 et 900 m² répartis dans les différents facies) soient différentes des nôtres et, a priori, plus rationnelles, les résultats sont analogues. En effet, pour les Serpents terrestres de savane, les captures sont beaucoup plus nombreuses durant la saison des pluies qu'au cours des mois secs, sauf en ce qui concerne *Bitis arietans*. Les différences sont plus grandes en savane brûlée qu'en savane non brûlée, la densité moyenne à l'hectare passant de 0,6 à 7,8 dans le premier cas, de 8,7 à 17 dans le second. Toutefois, l'auteur estime que la diminution du nombre des captures en saison sèche n'est pas due à une période de latence au cours de laquelle

les Serpents seraient inaccessibles, ni à des migrations, mais à un renouvellement rapide des populations, l'augmentation de la densité en saison des pluies correspondant à la naissance des jeunes. Cette conclusion, tout à fait différente de la nôtre, pose le problème de la structure des populations et de l'âge de la maturité sexuelle.

Dans les pays tempérés, la première ovulation des femelles a lieu entre 21 mois et presque 5 ans, selon les espèces et les individus, le premier accouplement pouvant d'ailleurs être nettement plus précoce. Les mâles atteignent leur maturité sexuelle (premier accouplement) entre 18 mois et 3 ans et demi (voir Saint Girons, 1957, pour la bibliographie).

Grâce aux observations de Kopstein (1938) nous possédons quelques données sur l'âge de la première ponte de Serpents d'Indonésie, nés et conservés en captivité: 10 mois 1/2 à 13 mois pour *Natrix vittata*, 11 mois pour *Pareas carinatus*, 17 mois 1/2 pour *Rhabdophis subminiatus*, 20 mois pour *Ptyas mucosus*.

D'après les dimensions d'animaux capturés aux différentes époques de l'année, Bergman (1951 et 1955a) estime l'âge de la première ovulation à 21 mois au plus tôt chez *Homalopsis buccata* et 18 mois chez *Enhydrina schistosa*, la parturition ayant lieu dans les deux cas à 2 ans en raison de la plus longue durée de la gestation des Serpents marins. Par les mêmes méthodes et d'après notre échantillon, la première ovulation ne peut avoir lieu avant 12 à 14 mois pour *Amphiesma stolata* et *Rhabdophis subminiatus*, 20 mois pour les espèces à reproduction annuelle les plus précoces et un peu moins de 3 ans pour *Naja naja*. Il est cependant possible que quelques petites espèces à reproduction continue, telles que *Oligodon taeniatus*, atteignent leur maturité sexuelle avant 1 an, comme le fait parfois *Natrix vittata* à Java. Néanmoins, aucune de nos données ne plaide en faveur d'un renouvellement annuel d'une population et ce phénomène est exclu pour toutes les espèces qui ne se reproduisent pas de façon continue.

Toutes ces observations montrent donc que, dans l'Asie du Sud-Est, la majorité des Serpents se reproduit pour la première fois au cours de la deuxième année, ou même plus tard, quelques petites espèces pouvant cependant atteindre leur maturité sexuelle assez tôt pour que les jeunes voient le jour un an seulement après leurs parents. Ceci suppose d'ailleurs que la spermatogenèse commence à 6 mois et la vitellogenèse entre 7 et 8 mois. Même dans ces conditions, les observations de Barbault (1970) sur le renouvellement annuel des populations de Serpents de la savane brûlée de Lamto posent des problèmes. Si tous les animaux ont réellement disparu après le passage des feux annuels (janvier ou février), on devrait à ce moment trouver des oeufs, seul gage de survie de l'espèce et, un peu plus tard, ne

trouver que des nouveau-nés. Comme il est exclu que ces derniers se reproduisent avant l'automne suivant, la population ne devrait comprendre qu'une classe d'âge. Ceci nous semble difficilement concevable pour les petits Natricinae et parfaitement impossible pour les autres espèces, telles que *Psammophis sibilans* et *Echis carinatus* par exemple. La notion d'un renouvellement rapide des populations de certains Serpents n'en reste pas moins intéressante et mériterait de nouvelles recherches.

CONCLUSIONS

Malgré toutes les réserves qu'imposent les méthodes de capture, l'étude de la collection de Serpents que nous avons rassemblée au Cambodge, jointe aux observations faites sur le terrain, apporte un certain nombre de précisions sur l'Ecologie de ces animaux.

On peut noter en premier lieu l'importance, dans la plaine centrale, des formes aquatiques et semi-aquatiques, presque toutes piscivores; il existe sans doute peu de régions au Monde où ce type de Serpent soit aussi bien représenté, tant en ce qui concerne le nombre d'espèces que le nombre d'individus. D'autre part, les Serpents non directement inféodés à l'eau se répartissent à peu près également dans les différents milieux où ils occupent un grand nombre de niches écologiques. Les Amphibiens représentent une part très importante de leur nourriture, alors que les petits Mammifères ne jouent qu'un rôle effacé; en outre, la proportion des espèces ophiophages et des espèces qui se nourrissent d'Invertébrés est relativement élevée.

L'étude des variations saisonnières de l'abondance apparente des Serpents dans les quelques localités qui ont été prospectées, surtout dans la plaine centrale, montre une liaison assez étroite entre le cycle reproducteur et le cycle annuel d'activité. De nombreuses espèces disparaissent, ou du moins se raréfient beaucoup durant la saison sèche, soit qu'elles effectuent des migrations de plus ou moins grande amplitude (espèces aquatiques et parfois semi-aquatiques), soit qu'elles s'enfouissent plus profondément dans le sol (Typhlopidae), soit enfin, ce qui est le cas le plus fréquent, qu'elles subissent une véritable latence, ne quittent plus leurs abris et cessent pratiquement de se nourrir. Apparemment, la deuxième moitié de la saison des pluies représente une période d'optimum écologique pour tous les Serpents, sans doute en raison du développement du couvert végétal et de l'abondance de la nourriture; ce phénomène est toutefois moins accentué pour les espèces aquatiques et semi-aquatiques.

Les données obtenues sur la structure des populations indiquent que la maturité sexuelle survient généralement vers la fin de la deuxième année, mais peut se produire, selon les espèces, entre 1 an et 2 ans 1/2 ou peut-être

plus. La fécondité, dans l'ensemble plus élevée parmi les espèces ovipares, selon une règle très générale, dépend également du type de cycle sexuel, mais est surtout un caractère spécifique. Son niveau moyen varie de 5 à une quarantaine de jeunes par femelle et par an, en une ou plusieurs pontes. Bien que le renouvellement des populations soit sans doute, dans bien des cas, beaucoup plus rapide que dans les pays tempérés, les adultes sont toujours bien représentés dans notre échantillon, pour toutes les espèces et à toutes les saisons.

SUMMARY

During several successive missions in Cambodia, in January-February, May-June, August and October-November, 576 snakes were collected, among which 545 in two localities of the central plain within a short distance of the Great Lake: Angkor and Trapeang Chan (Province of Kompong-Chnang). The study of this collection and the field observations made during these trips give the following results:

1) Out of 37 species of snakes, 8 are aquatic or semi-aquatic, 10 are terrestrial, 9 more or less burrowing and 10 arboreal or semi-arboreal. Thus evenly represented in the different habitats, the snakes of this area thrive in a great number of ecological niches. Table 1 gives the relative abundance of the different species as well as their age and proportion of the sexes within the sample.

2) Nearly all of the aquatic and semi-aquatic species are fish-eaters. The diet of other snakes is more diversified and many are polyphagous. Amphibians, however, take the main place in the diet, while Mammals play only a minor role. The part of more or less polyphagous species preying upon Vertebrates and of species feeding on Invertebrates is proportionally high.

3) The average fecundity varies from five to forty odd eggs or embryos per female and per year in one or several clutches. The sexual maturity occurs more often towards the end of the second year of life, but some small species breed probably at one year and some other, as *Naja naja*, at three years only.

4) Some snakes are met with at any season. This is the case with polyoestrous species with continuous breeding (*Ptyas korros*, *Lycodon laoensis*, *Oligodon taeniatus* and *Dendrelaphis pictus*), with "spring" hatching species (*Homalopsis buccata*, *Enhydris bocourti*, *E. plumbea*, *Xenochrophis piscator* and *Xenopeltis unicolor*) and with "summer" hatching species (*Naja naja*, *Bungarus fasciatus*, *Oligodon cinereus* and *Cylindrophis rufus*).

5) Other snakes are missing or extremely scarce in our sample during the dry season, from January to May or June. These are polyoestrous species with a rainy season hatching period (*Amphiesma stolata*, *Rhabdophis subminiatus*, *Ptyas mucosus*, *Elaphe radiata* and *Chrysopelea ornata*), "autumn" hatching species (*Agkistrodon rhodostoma*, *Trimeresurus albolabris* and *Boiga cyanea*) and some strict burrowers (*Typhlops*, *Calamaria*) whose breeding cycle is unknown to us.

6) The scarcity of the captures of the above species during the dry season is not the result of a strong reduction in the population numbers, but of a latency period during which the activity of these snakes is very low.

7) The absence of water snakes (*Erpeton tentaculatum*, *Enhydris innominata* and *E. jagorii*) during the same season, on the contrary, is the result of a migration linked to the floods of the Great Lake.

8) The extreme abundance of all of the species during the second half of the rainy season (September-November) shows that this period corresponds to a kind of ecological optimum resulting probably from the development of the vegetal cover and from the abundance of food. At this moment of the year the proportion of young individuals in our sample is not especially high.

BIBLIOGRAPHIE

- AUBENTON, F. D', 1965. Compte rendu sommaire d'une mission ichthyologique au Cambodge. — Bull. Mus. Nat. Hist. Nat., 37: 128-138.
- BARBAULT, R., 1970. Recherches écologiques dans la savane de Lamto (Côte d'Ivoire): Les traits quantitatifs du peuplement des Ophidiens. — Terre et Vie, 24: 94-107.
- BERGMAN, R. A. M., 1950. The life of *Natrix vittata* (L.). — Zool. Meded. Leiden, 31: 1-11.
- , 1951. The anatomy of *Homalopsis buccata*. — Proc. K. ned. Akad. Wet., C, 54: 511-524.
- , 1952. L'anatomie du genre *Ptyas* à Java. — Riv. Biol. colon. Roma, 12: 1-42.
- , 1953. The anatomy of *Cylindrophis rufus* (Laur.). — Proc. K. ned. Akad. Wet., C, 56: 650-666.
- , 1955a. L'anatomie de *Enhydrina schistosa*. — Archs. néerl. Zool., 11: 127-142.
- , 1955b. *Dendrophis pictus*. — Proc. K. ned. Akad. Wet., C, 58: 206-218.
- , 1955c. The anatomy of *Xenopeltis unicolor*. — Zool. Meded. Leiden, 33: 209-225.
- , 1955d. L'anatomie de *Enhydris enhydris*. — Riv. Biol. colon. Roma, 15: 5-29.
- , 1956a. The anatomy of *Dryophis prasimus*. — Proc. K. ned. Akad. Wet., C, 59: 263-279.
- , 1956b. The anatomy of *Natrix subminiata*. — Biol. Jaarb., 23: 306-326.
- , 1959. *Natrix chrysarga*, *Natrix trianguligera*. — Biol. Jaarb., 27: 73-97.
- , 1960. The anatomy of *Homalopsinae*. — Biol. Jaarb., 28: 119-139.
- , 1961. The anatomy of some *Viperidae*. — Acta morph. neerl.-scand., 4: 195-230.
- , 1962. Die Anatomie der *Elapinae*. — Z. wiss. Zool., 167: 291-337.
- BONS, J. & H. SAINT GIRON, 1963. Ecologie et cycle sexuel des Amphisbénien du Maroc. — Bull. Soc. Sci. Nat. Phys. Maroc, 43: 117-158.
- BOURRET, R., 1936. Les Serpents de l'Indochine. Toulouse, 2 vols., 141 et 505 p.
- BRONGERSMA, L. D., 1934. Contributions to Indo-Australian Herpetology. — Zool. Meded. Leiden, 17: 161-251.
- , 1958. Note on *Vipera russellii* (Shaw). — Zool. Meded. Leiden, 36: 55-71.
- DEUVE, J., 1970. Serpents du Laos. — Mémoires ORSTOM, 39, 246 p.
- HAAS, C. P. J. DE, 1941. Some notes on the biology of Snakes and their distribution in two districts of West Java. — Treubia, 18: 327-375.
- KOPSTEIN, F. W., 1938. Ein Beitrage zur Eierkunde und zur Fortpflanzung der Malaischen Reptilien. — Bull. Raffles Mus., 14: 81-167.
- OLIVER, J. A., 1947. The seasonal incidence of Snakes. — Am. Mus. Novit., 1363: 1-14.
- POPE, C. H., 1935. The Reptiles of China. Turtles, Crocodilians, Snakes, Lizards. — Nat. Hist. Central Asia. New-York, 604 p.
- ROOIJ, N. DE, 1917. The Reptiles of the Indo-Australian Archipelago. Vol. 2, Ophidia. Leiden, 334 p.
- SAINT GIRON, H., 1957. Croissance et fécondité de *Vipera aspis*. — Vie et Milieu, 8: 265-286.
- , 1972. Les Serpents du Cambodge. — Mém. Mus. Nat. Hist. Nat., A, 67, 170 p.
- SAINT GIRON, H. & P. PFEFFER, 1971. — Le cycle sexuel des Serpents du Cambodge. — Anns. Sci. Nat. (Zool.), 12e Ser., 13: 543-571.
- SMITH, M. A., 1943. Reptilia and Amphibia. Vol. 3. Serpentes. Fauna Brit. India, including the whole of the Indo-Chinese Sub-region. London, 593 p.
- TAYLOR, E. H., 1965. The Serpents of Thailand and adjacent waters. — Univ. Kansas Sci. Bull., 45: 609-1096.
- WALL, F., 1912. The breeding of the false Himalayan viper (*Psammodynastes pulverulentus*). — J. Bombay Nat. Hist. Soc., 21: 686.
- , 1921. Ophidia Taprobanica or the Snakes of Ceylon. — Colombo, 581 p.